

文章编号: 0454-6296 (2000) 03-0255-09

小菜蛾对阿维菌素的抗性遗传方式 和相对适合度研究

李腾武, 高希武*, 郑炳宗, 梁 沛

(中国农业大学昆虫学系, 北京 100094)

摘要: 就小菜蛾 *Plutella xylostella* 对阿维菌素的抗性遗传方式和抗性品系的相对适合度进行了研究。室内选育的阿维菌素抗性品系与同源的敏感品系杂交、 F_1 代自交、 F_1 代与亲本回交, 结果表明: 杂交后的显性度 (D) 分别为 -0.64 和 -0.52 , 说明小菜蛾对阿维菌素的抗性是常染色体、不完全隐性遗传; χ^2 检验证实, 可能是多基因控制的抗性遗传。杂交 F_1 代乙酰胆碱酯酶 (AChE)、羧酸酯酶 (CarE) 和谷胱甘肽转移酶 (GST) 活性比抗性亲本有所降低, F_2 代及回交后代三种酶的活性继续降低。种群适合度研究表明, 抗性品系相对于敏感品系有 0.84 的适合度。

关键词: 小菜蛾; 阿维菌素; 抗性遗传; 种群适合度

中图分类号: Q965.9 **文献标识码:** A

小菜蛾 *Plutella xylostella* 是十字花科蔬菜的重要害虫, 已成为世界范围内蔬菜生产的重大障碍。目前已对有机氯、有机磷、氨基甲酸酯、拟除虫菊酯和酰基脲类以及生物制剂 (Bt) 等产生了不同程度的抗药性^[1], 其中对某些拟除虫菊酯类药剂的抗性水平竟高达上万倍^[2,3]。抗药性的发展又促使农民加大农药的施用剂量和频度, 造成恶性循环。杀虫剂抗性是一种进化现象, 是害虫种群内部遗传结构在杀虫剂选择作用下持续变化的外在表现^[4]。遗传学研究表明, 小菜蛾对氯菊酯的抗性为不完全隐性、常染色体遗传, 而对灭多威的抗性为不完全显性、常染色体遗传^[5]。小菜蛾对 Bt 的抗性是不完全隐性、常染色体遗传, 可能是由一个等位基因控制^[6,7]。

Wright 等报道, 马来西亚 Cameron 地区的四个小菜蛾田间种群对阿维菌素 (avermectins, AVMs) 已产生 $17 \sim 195$ 倍抗性^[8], 这是小菜蛾田间种群对 AVMs 产生明显抗性的首次报道。我国对刚刚引进的 AVMs 也有 7 倍抗性的报道^[9]。AVMs 在中国只是近几年才大面积推广应用, 是有效防治小菜蛾的首选药剂, 如何延缓其抗性的发生发展, 保护 AVMs 对小菜蛾的敏感度, 延长 AVMs 的使用寿命, 显得格外重要。因此, 我们对 AVMs 抗性遗传方式, 同源抗性和敏感品系的相对适合度进行了研究和探索。对指导合理使用 AVMs, 延缓其在田间抗性的发生发展, 合理有效地制订害虫抗性治理策略 (IRM), 具有重要的理论价值和实践意义。

基金项目: 国家“九五”攻关项目

* 通讯作者

收稿日期: 1999-09-23; 修订日期: 2000-03-02

1 材料与方法

1.1 试虫来源及饲养

宣化种群采自河北省宣化田间, AVMs 抗性品系 (AV-R) 由宣化种群室内汰选所得, AVMs 敏感品系 (XH-S) 由同源的宣化种群在不接触药剂情况下同步饲养所得。室内饲养采用蛭石萝卜苗法^[10,11]。

1.2 化学试剂及药剂

α -乙酸萘酯 (α -NA), 上海试剂一厂产品, 化学纯; β -乙酸萘酯 (β -NA), 北京化工厂产品, 化学纯; 固蓝 B 盐和碘化硫代乙酰胆碱 (ATCh), Fluka 公司产品; 5, 5'-二硫双硝基苯甲酸 (DTNB), Roth 公司产品; 还原型谷胱甘肽 (GSH) 和 1-氯-2, 4-二硝基苯 (CDNB) 为 Sigma 公司产品。91.2% AVMs 原药由中国农业大学新技术开发总公司提供; 毒扁豆碱 (eserine), 含量 99%, Aldrich 公司产品。

1.3 生物测定方法

参照 Ismail 和 Wright^[12,13] 叶片药膜法, 取新鲜无农药污染的甘蓝叶片浸在系列浓度的药液中 10 s, 以蒸馏水 (含 0.01% 乳化剂) 作对照, 室内晾干后接大小一致的 3 龄幼虫 (2~3 mg/头), 设 12~15 个浓度, 每个浓度 3~4 次重复, 每个重复 10~20 头幼虫, 统计 48 h 结果。数据用 POLO 软件处理, 计算 LC_{50} 值和毒力回归方程的斜率 (b), 自动去除无效测定。

1.4 抗性遗传方式研究

在小菜蛾 4 龄幼虫期, 鉴别雌雄^[14], 分开饲养, 化蛹、羽化, 而后将 AV-R 品系与 XH-S 品系进行群体杂交组合 ($\text{♀}:\text{♂}=1:1$): 正交: 抗性 $\text{♀} \times$ 敏感 ♂ , 得到 F_1 代 (RS); 反交: 敏感 $\text{♀} \times$ 抗性 ♂ , 得到 F_1 代 (SR)。 F_1 代 RS 和 SR 分别自交得到 F_2 代, F_1 代与亲本回交得到 BC 代。最后用生物测定的方法分别测定亲本、 F_1 代、 F_2 代和回交后代的剂量对数-死亡机率值线。根据毒力回归线进行统计分析^[3]。

根据 Stone 提出的 Falconer 公式测定抗性显性度 (D)^[15]:

$$D = \frac{2 \times LC_{50}(RS) - LC_{50}(RR) - LC_{50}(SS)}{LC_{50}(RR) - LC_{50}(SS)}$$

测试单基因遗传还是多基因遗传的方法, 按照下列公式计算 BC 和 F_2 代在某个剂量下的期望死亡率^[16]:

$$E(BC) = (W_1 \text{ 或 } W_3) \times 0.5 + W_2 \times 0.5; \quad E(F_2) = W_1 \times 0.25 + W_2 \times 0.5 + W_3 \times 0.25$$

其中 W_1 、 W_2 、 W_3 分别表示 S、 F_1 、R 在相应剂量下的实际死亡率。再根据 $\chi^2 = (M - pn)^2 / pqn$ 公式计算出对应于某个剂量的 χ^2 值^[17], 其中, M 为在某剂量的实际死亡虫数, p 为期望死亡百分率, $q = 1 - p$, n 为此剂量总的测试虫数。最后对 BC 和 F_2 的一系列期望值和观察值进行适合性检验。如果 $\sum \chi^2 > \chi_{0.05}^2$ ($df = n - 1$), 说明结果与期望不适合, 既抗性不是单基因遗传; 反之, 则表明结果与期望相符, 抗性为单基因遗传。

1.5 种群适合度研究

取小菜蛾 AV-R 和 XH-S 品系刚羽化尚未交配过的成虫, 每个重复 5~10 对, $\text{♀}:\text{♂}=1:1$ (设 4 个重复), 组合于尼龙罩内, 罩内悬挂平展新鲜的甘蓝叶片供成虫产卵, 悬挂装有蜂蜜水

的棉塞玻璃管供成虫取食。12~24 h 更换叶片，逐日调查产卵量，直至成虫死亡。待卵孵化后，初孵幼虫转移到萝卜苗上，在每个组合中，选取产卵 200~300 粒的叶片，每天 3~4 次检查卵的孵化率。

每个品系设 3 个重复，每个重复随机选取 300 头初孵幼虫，在尼龙罩内的萝卜苗上饲养，每天 4~5 h 观察一次，记录其生长发育情况。平均历期调查与统计参照中国农业百科全书（昆虫卷）方法^[18]。

适合度的计算：净增殖率（ R_0 ）= N_{t+1}/N_t ，其中 N_t 为小菜蛾种群起始个数， N_{t+1} 为繁殖一代后种群的个体数。用抗性品系的 R_0 除以敏感品系的 R_0 ，即为抗性品系的相对适合度。

1.6 羧酸酯酶（CarE）活性测定

将 4 龄幼虫饥饿 12~24 h 后称重（4~5 mg/头），加 pH 7.0，0.04 mol/L 磷酸缓冲液匀浆，制备的酶液冰浴待测。CarE 活性测定参考高希武等^[19]和李腾武等^[20]方法。

1.7 乙酰胆碱酯酶（AChE）活性测定

取饥饿后的 4 龄幼虫头部，加 pH 7.5，0.1 mol/L 磷酸缓冲液匀浆，制备的酶液冰浴待测。采用 Gorun 等改进的 Ellman 方法^[21,22]。

1.8 谷胱甘肽转移酶（GST）活性测定

取饥饿后的 4 龄幼虫胸腹部，加 pH 6.5，0.1 mol/L 磷酸钾缓冲液匀浆，制备的酶液冰浴待测。参考 Habig 等^[23]的方法测定。

2 结果与分析

2.1 小菜蛾对 AVMs 的抗性遗传方式

2.1.1 AVMs 对小菜蛾抗性和敏感品系杂交及回交后代的毒力：由表 1 可以看出，以 90.1 倍的抗性品系 AV-R 与同源的敏感品系 XH-S 杂交， F_1 代只有 2.3~2.9 倍的抗性， F_2 代有 2.5~4.8 倍的抗性， F_1 与抗性亲本回交代有 2.7~5.9 倍的抗性， F_1 与敏感亲本回交代有 1.9~2.2 倍的抗性，抗性基因频率显著下降。

表 1 AVMs 对小菜蛾各品系的毒力

Table 1 Toxicity of AVMs to larvae of progenies of crosses and backcrosses and resistant and susceptible parents

小菜蛾品系 Strains	斜率 b 值 SE Slope	LC ₅₀ (95%置信限) (mg/L)	抗性指数 Ratio
XH-S (SS)	1.176 0.161	0.015 (0.009~0.022)	1
AV-R (RR)	0.724 0.145	1.352 (0.549~2.326)	90.1
F ₁ (RS)	1.148 0.118	0.034 (0.015~0.065)	2.3
F ₁ (SR)	1.505 0.203	0.044 (0.029~0.061)	2.9
F ₂ (RS×RS)	1.169 0.137	0.072 (0.049~0.103)	4.8
F ₂ (SR×SR)	1.136 0.142	0.038 (0.022~0.056)	2.5
BC (RR×RS)	0.687 0.091	0.041 (0.020~0.078)	2.7
BC (SR×RR)	1.227 0.124	0.088 (0.056~0.132)	5.9
BC (RS×SS)	1.109 0.127	0.029 (0.017~0.044)	1.9
BC (SS×SR)	1.358 0.171	0.033 (0.017~0.055)	2.2

2.1.2 显性度测定：从AVMs对RS与SR种群的毒力比较来看（表1），RS与SR的 LC_{50} 差异不显著，而且95%置信限基本重合，另外各随机抽取400~450头幼虫检验，性比近似保持在1:1，说明小菜蛾对AVMs的抗性是常染色体遗传。

由表1测定的AVMs的毒力结果，求得正交显性度 $D = -0.64$ ，反交显性度 $D = -0.52$ ，二者 $-1 < D < 0$ ，说明小菜蛾对AVMs的抗性为不完全隐性遗传。另外由图1也可看出，RS与SR的LD-P线均靠近SS，进一步说明抗性为不完全隐性。

2.1.3 遗传因子数测验：由回交来确定抗药性的遗传方式，如果抗性属于完全隐性或不完全隐性， F_1 代应与抗性亲本回交^[24,25]。由图2、图3、图4不难看出，BC和 F_2 种群实测的LD-p线与期望曲线差异较大，而且发现BC代的LD-p线在死亡率50%处没有明显的平台，

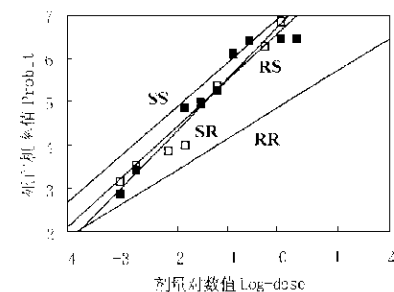


图1 杂交 F_1 代与亲本的LD-p线
(SS: 敏感品系; RR: 抗性品系;
RS: $R♀ \times S♂$; SR: $S♀ \times R♂$)

Fig. 1 LD-p lines for resistant (R) and susceptible (S) parents and F_1 progeny of $R♀ \times S♂$ (RS) and $S♀ \times R♂$ (SR) crosses

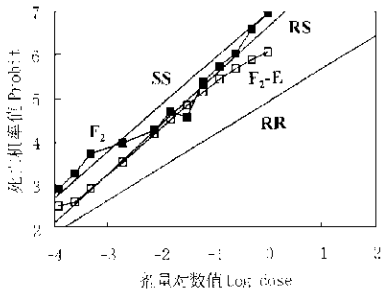


图2 杂交 F_1 代、自交 F_2 代与亲本的LD-p线
(SS: 敏感品系; RR: 抗性品系; RS: $R♀ \times S♂$;
 F_2 : $SR \times SR$; F_2 -E: $SR \times SR$ 期望值线)

Fig. 2 LD-p lines for resistant (R) and susceptible (S) parents, F_1 progeny of $R♀ \times S♂$, F_2 progeny of $(S♀ \times R♂) \times (S♀ \times R♂)$ and the calculated LD-p line of F_2 progeny

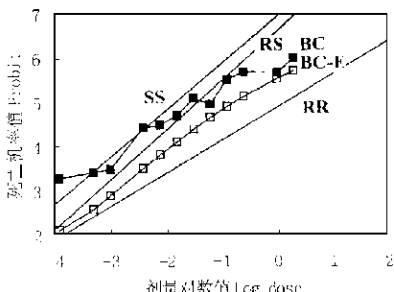


图3 杂交 F_1 代、回交后代与亲本的LD-p线
(SS: 敏感品系; RR: 抗性品系; RS: $R♀ \times S♂$;
BC: $RR♀ \times RS♂$; BC-E: $RR♀ \times RS♂$ 期望值线)
Fig. 3 LD-p lines for resistant (R) and susceptible (S) parents, F_1 progeny of $R♀ \times S♂$, progeny of backcross ($R♀ \times S♂$) \times R (BC) and the calculated LD-p line of backcross ($R♀ \times S♂$) \times R (BC-E)

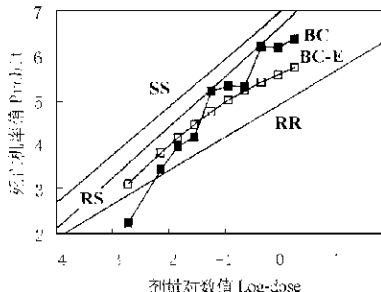


图4 杂交 F_1 代、回交后代与亲本的LD-p线
(SS: 敏感品系; RR: 抗性品系; RS: $R♀ \times S♂$;
BC: $SR♀ \times RR♂$; BC-E: $SR♀ \times RR♂$ 期望值线)
Fig. 4 LD-p lines for resistant (R) and susceptible (S) parents, F_1 progeny of $R♀ \times S♂$, progeny of backcross ($S♀ \times R♂$) \times R (BC) and the calculated LD-p line of backcross ($S♀ \times R♂$) \times R (BC-E)

F₂ 代的 LD-p 线在死亡率 25% 或 75% 处也没有明显的平台。进一步进行适合性 χ^2 检验（表略），得到 $RR \times RS \sum \chi^2_{BC1} = 129.987 > \chi^2_{0.05, 11} (= 19.675)$ ； $SR \times RR \sum \chi^2_{BC2} = 28.230 > \chi^2_{0.05, 9} (= 16.919)$ ； $SR \times SR \sum \chi^2_{F2} = 39.161 > \chi^2_{0.05, 12} (= 21.026)$ ；即 χ^2 检验不符合单基因假设，从而证明抗性可能为多基因遗传。

2.1.4 亲本及杂交、回交后代 AChE、CarE、GST 的活性比较：由表 2、表 3 分析得出，抗性亲本（RR）AChE 活性是敏感亲本（SS）的 1.31 倍，杂交后代 F₁、自交后代 F₂ 的 AChE 活性有所降低，是敏感亲本的 0.73~0.85 倍；回交后代 AChE 活性又有所降低，是敏感亲本的 0.66 倍。抗性亲本 CarE 活性是敏感亲本的 1.37（ α -NA）和 1.48（ β -NA）倍，杂交后代 F₁ 的 CarE 活性有所降低，是敏感亲本的 1.09~1.25（ α -NA）和 1.10~1.35（ β -NA）倍；F₂ 的 CarE 活性继续降低，是敏感亲本的 0.74（ α -NA）和 0.94（ β -NA）倍；回交后代 CarE 活性也继续降低，是敏感亲本的 0.76~0.92（ α -NA）和 0.74~0.90（ β -NA）倍。抗性亲本 GST 活性是敏感亲本的 2.12 倍，杂交后代 F₁ 的 GST 活性有所降低，介于二者之间，是敏感亲本的 1.35~1.52 倍；F₂ 和回交代 GST 活性继续降低，是敏感亲本的 0.91~1.13 倍。酶活力测定结果表明，杂交代的酶活力值在两亲代之间，比抗性亲本有所降低，F₂ 代和回交后代酶活力继续降低。

表 2 AVMs 抗性小菜蛾杂交及回交后代 AChE、CarE、GST 的比活力
Table 2 Specific activities of AChE, CarE and GST in larvae of progenies of crosses, backcrosses and resistant and susceptible parents

品系 Strains	AChE	CarE		GST
	OD ₄₁₂ /（mg·min）	OD ₆₀₀ /（mg·min）	OD ₅₅₅ /（mg·min）	OD ₃₄₀ /（mg·min）
SS	0.164 0.003	0.978 0.034	1.051 0.016	1.663 0.063
RR	0.215 0.014	1.344 0.025	1.552 0.046	3.518 0.145
F ₁ （RS）	—	1.218 0.011	1.420 0.016	2.524 0.055
F ₁ （SR）	0.139 0.021	1.066 0.019	1.161 0.016	2.238 0.061
F ₂ （RS×RS）	0.119 0.006	0.920 0.004	0.777 0.018	1.878 0.085
BC（RS×SS）	0.109 0.004	0.899 0.041	0.948 0.008	1.515 0.059
BC（SR×SS）	0.108 0.007	0.743 0.016	0.779 0.001	—

表 3 AVMs 抗性小菜蛾杂交及回交后代 AChE、CarE、GST 的相对活力
Table 3 Relative activities of AChE, CarE and GST in larvae of progenies of crosses, backcrosses and resistant and susceptible parents

品系 Strains	AChE 相对活力	CarE 相对活力		GST 相对活力
	Relative activity	α -NA	β -NA	Relative activity
SS	1.00	1.00	1.00	1.00
RR	1.31	1.37	1.48	2.12
F ₁ （RS）	—	1.25	1.35	1.52
F ₁ （SR）	0.85	1.09	1.10	1.35
F ₂ （RS×RS）	0.73	0.94	0.74	1.13
BC（RS×SS）	0.66	0.92	0.90	0.91
BC（SR×SS）	0.66	0.76	0.74	—

2.2 种群适合度及敏感性回复研究

2.2.1 相对适合度：通过对小菜蛾不同发育阶段生物学特性进行观察、统计、分析（表 4）发现，AVMs 抗性品系 AV-R 与敏感品系 XH-S 的卵期、幼虫历期、蛹期、成虫产卵期、成虫平均历期、卵孵化率、幼虫存活率、化蛹率、羽化率在 $P=0.05$ 水平上差异不显著，而在产卵量上抗性品系比敏感品系低，下降了 13.6%，2 龄、3 龄、4 龄幼虫体重抗性品系与敏感品系表现出一定差异。通过构建实验种群生命表的方法，比较了抗性品系和敏感品系的净增殖率，计算了两个品系之间的相对适合度。敏感品系的净增殖率为 35.80，抗性品系的净增殖率为 30.19，因此抗性品系相对于敏感品系有 0.84 的适合度。

表 4 小菜蛾 AVMs 抗性和敏感品系相对适合度比较

Table 4 Comparison of biotic fitness in resistance and susceptible strains of diamondback moth		
项目 Item	敏感品系 (XH-S) Susceptible strain	抗性品系 (AV-R) Resistant strain
卵孵化率 Hatching percentage of eggs (%)	93.60 ± 1.75	91.95 ± 1.28
1 龄幼虫存活率 Survival percentage of first instar larvae (%)	71.87 ± 2.78	68.90 ± 4.54
2 龄幼虫存活率 Survival percentage of second instar larvae (%)	95.79 ± 0.79	94.83 ± 0.64
3 龄幼虫存活率 Survival percentage of third instar larvae (%)	94.03 ± 3.66	95.51 ± 1.58
4 龄幼虫存活率 Survival percentage of fourth instar larvae (%)	94.87 ± 3.32	96.98 ± 0.97
化蛹率 Pupation percentage (%)	99.28 ± 0.42	98.29 ± 0.29
羽化率 Emergence percentage (%)	85.12 ± 3.68	84.10 ± 4.47
雌雄比 Sex ratio (♀:♂)	1:1.04	1:0.98
产卵量 Number of eggs laid per femal moth (粒/♀)	150.32 ± 4.44	129.95 ± 2.66
R_0 (净增殖率 Net rate of increase)	35.80	30.19
相对适合度 Relative fitness	1.00	0.84

表 5 小菜蛾对 AVMs 的敏感性回复
Table 5 Recovery of susceptibility to AVMs in diamondback moth

世代 Generation	斜率 b 值 ± SE Slope	LC_{50} (95% 置信限) (mg/L)	抗性指数 Ratio
F_0	0.692 ± 0.133	0.011 (0.005~0.019)	1.00
F_{23}	0.447 ± 0.132	2.057 (0.331~6.807)	187.00
TF_3	0.747 ± 0.148	4.194 (1.773~18.199)	381.27
TF_5	0.875 ± 0.226	3.128 (0.729~7.617)	284.36
TF_7	0.516 ± 0.118	0.643 (0.062~1.927)	58.45
TF_8	0.877 ± 0.126	0.417 (0.117~0.950)	37.91
TF_9	0.738 ± 0.123	0.374 (0.147~0.763)	34.00

2.2.2 小菜蛾抗性品系对 AVMs 的敏感度回复：表 5 结果表明，AVMs 抗性品系从 F_{23} 代停止喷药选育， F_{23} 代抗性是 F_0 代的 187 倍。停药第 3 代 (TF_3) 时，抗性继续增长至 381.27 倍，停药第 5 代与停药第 3 代相比，抗性有所下降，至停药第 7 代时，敏感度才表现明显回复，是选育前 F_0 代的 58.45 倍。至停药第 8 代时，抗性下降至 37.91 倍，到停药第 9 代时，抗性继续下降至选育前的 34 倍。

3 讨论

昆虫对杀虫药剂产生抗性的问题是一个种群遗传学问题,而影响抗性形成的最重要的因子是药剂的选择作用。马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 对 AVMs 的抗性遗传为常染色体、不完全隐性、多基因遗传^[26~28]。家蝇 *Musca domestica* 对 AVMs 的抗性是常染色体、隐性遗传^[29]。我们用选育的 AVMs 抗性品系与同源的敏感品系杂交, F₁ 代再进行自交, 及 F₁ 代同亲本回交, 结果表明, 小菜蛾对 AVMs 的抗性遗传是常染色体、不完全隐性遗传, 而且可能是由多基因控制的。这与小菜蛾对 AVMs 抗性机制的多因子性是一致的。GABA 受体-氯离子通道复合体是环戊二烯类药剂和 AVMs 的主要靶标, 大多数研究证明害虫对环戊二烯类药剂的靶标不敏感性的抗性机制是由单基因控制的^[30]。在 AVMs 的抗性和敏感的小菜蛾品系, 一些解毒酶的活性确实存在一些差异, 但倍数还是比较低的, 不大可能是主要抗性因子。靶标敏感度降低可能是小菜蛾抗 AVMs 的主要因子, 解毒酶系活性的提高可能起协同作用。在遗传分析中抗性品系虽然达到了 90 倍以上的抗性, 但是毒力回归线的斜率 (*b* 值) 仅为 0.724, 说明所用抗性品系可能不是完全纯合的, 因为在以后的继续选育中该品系抗性已经达到 800 倍以上。因此, 由于抗性品系中包含了少量杂合子可能会使 F₁ 代的敏感度偏低, 对遗传分析结果会产生一定的影响^[3]。

适合度研究表明, AVMs 抗性品系相对于敏感品系有 0.84 的适合度。对抗性品系停止喷药、消除选择压, 至第 7 代敏感度才有明显回复, 至第 9 代抗性从 187 倍下降到 34 倍。Is-mail 选育的抗农梦特小菜蛾种群, 无选择压力饲养 9 代后, 抗性指数下降 5~6 倍^[12]。Cheng 报道, 对农梦特和定虫隆分别产生 7 621 倍和 243 倍抗性水平的小菜蛾种群, 室内饲养 17 代后, 抗性指数下降到 6.5 和 3.1 倍^[31]。鉴于小菜蛾对 AVMs 敏感性回复较慢, 高抗性一旦在田间发生, 将很难恢复其敏感性。因此在用 AVMs 治理小菜蛾时, 通过监测最好控制在中抗水平以下, 否则, 恢复其对 AVMs 的敏感性, 将需要相当长的时间, 不利于小菜蛾的抗性治理。

小菜蛾对杀虫药剂的抗性已成为一个世界范围的严重问题。达尔文的进化论认为, 物种通过选择而进化。抗性总是首先在田间发现, 而其治理又必须在田间完成, 室内研究的生理生化、生物测定、抗性遗传等是进一步为田间抗性的综合治理服务的。小菜蛾的抗性机理相当复杂, 可能是由很多因素综合作用的结果。由于抗性基本上是抗性基因被选择的过程, 因此, 研究抗性最终必须鉴定抗性基因^[32]。深入研究昆虫抗药性的分子机理、抗性基因的表达和调控, 将具有重要的理论意义和实践价值。

参 考 文 献 (References)

- [1] Talekar N S, Shelton A M. Biology, ecology and management of the diamondback moth. *Ann. Rev. Entomol.*, 1993, 38: 275~301
- [2] Hama H. Development of pyrethroid resistance in the diamondback moth, *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 1987, 22: 166~175
- [3] 唐振华. 昆虫抗药性及其治理. 北京: 农业出版社, 1993. 336~378
- [4] Dobzhansky T. *Genetics and the Origin of Species*. 3rd ed. New York: Columbia University Press, 1951. 107~130

- [5] Yu S J, Nguyen S N. Insecticide susceptibility and detoxication enzyme activities in permethrin-selected diamondback moths. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 1996, 56 (1): 69~77
- [6] Martinez-Ramirez A C, Escrache B, Real M D *et al.* Inheritance of resistance to *Bacillus thuringiensis* toxin in a field population of diamondback moth (*Plutella xylostella*). *Pestic. Sci.*, 1995, 43: 115~120
- [7] Tang J D, Gilboa S, Roush R T *et al.* Inheritance, stability, and lack-of-fitness costs of field-selected resistance to *Bacillus thuringiensis* in diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *J. Econ. Entomol.*, 1997, 90 (3): 732~741
- [8] Wright D J, Iqbal M, Verkerk R H J. Resistance to *Bacillus thuringiensis* and abamectin in the diamondback moth, *Plutella xylostella*: a major problem for integrated pest management? Mededelingen Faculteit Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Wetenschappen, Universiteit Gent. 1995, 60 3b: 927~933
- [9] 帅应垣, 冯 夏, 陈焕瑜. 广东供港菜区小菜蛾抗药性研究初报. 广东农业科学, 1994, 4: 18, 31~32
- [10] 陈之浩, 刘传秀, 李凤良等. 小菜蛾继代繁殖大量饲养方法研究初报. 贵州农业科学, 1990, (4): 52~53
- [11] 刘传秀, 韩招久, 李凤良等. 应用蛭石萝卜苗法室内继代大量繁殖小菜蛾的研究. 昆虫知识, 1993, 30 (6): 341~344
- [12] Ismail F, Wright D J. Cross-resistance between acylurea insect growth regulators in a strain of *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae) from Malaysia. *Pestic. Sci.*, 1991, 33: 359~370
- [13] Ismail F, Wright D J. Synergism of teflubenzuron and chlorfluazuron in an acylurea-resistant field strain of *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Pestic. Sci.*, 1992, 34: 221~226
- [14] Liu Y B, Tabashnik B E. Visual determination of sex of diamondback moth larvae. *The Canadian Entomologist*, 1997, 129 (3): 585~586
- [15] Stone B F. A formula for determining degree of dominance in case of monofactorial inheritance of resistance to chemicals. *Bull. WHO*, 1968, 38: 325~326
- [16] Georgiou G P, Garber M J. Studies on the inheritance of carbamate-resistance in the house fly *Musca domestica* L. *Bull. WHO*, 1965, 32: 181~196
- [17] Sokal R R, Rohlf R L. *Biometry*. 2nd ed. Freeman, San Francisco, 1981
- [18] 吴福桢, 管致和等. 中国农业百科全书 (昆虫卷). 北京: 农业出版社, 1990. 91, 341
- [19] 高希武, 郑炳宗, 陈仲兵. 小菜蛾羧酸酯酶性质的研究. 南京农业大学学报, 1996, 19 (增刊): 122~126
- [20] 李腾武, 高希武, 郑炳宗等. 不同地区小菜蛾种群羧酸酯酶的毒理学性质研究. 昆虫学报, 1998, 41 (增刊): 26~33
- [21] Gorun V, Proinov L, Baltescu V *et al.* Modified Ellman procedure for assay of cholinesterases in crude enzymatic preparations. *Anal. Biochem.*, 1978, 86: 324~326
- [22] 高希武. Gorun 等改进的 Ellman 胆碱酯酶活性测定方法介绍. 昆虫知识, 1987, 24 (4): 245~246
- [23] Habig W H. Assays for differentiation of glutathione S-transferases. In: William B J ed. *Method in Enzymology*. Academic Press. 1981, 77: 398~405
- [24] Roush R T, Combs R L, Randolph T C *et al.* Inheritance and effective dominance of pyrethroid resistance in the horn fly (Diptera: Muscidae). *J. Econ. Entomol.*, 1986, 79: 1 178~1 182
- [25] Tabashnik B E. Determining the mode of inheritance of pesticide resistance with backcross experiments. *J. Econ. Entomol.*, 1991, 84 (3): 703~712
- [26] Argentine J A, Clark J M. Selection for abamectin resistance in colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *Pestic. Sci.*, 1990, 28: 17~24
- [27] Clark J M, Argentine J A, Lin H *et al.* Mechanisms of abamectin resistance in the colorado potato beetle. In: Mullins C A, Scott J G eds. *Molecular Mechanisms of Insecticide Diversity among Insects*. Washington, D C. Am. Chem. Soc. Symp. Ser. 322. 1992. 247~263
- [28] Argentine J A, Clark J M, Lin H. Genetics and biochemical mechanisms of abamectin resistance in two isogenic strains of colorado potato beetle. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 1992, 44: 191~207
- [29] Konno Y, Scott J G. Biochemistry and genetics of abamectin resistance in the house fly. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 1991,

41: 21~28

- [30] National Research and Council. Pesticide Resistance: Strategies and Tactics for Management. Washington D C. National Academy Press, 1986. 14~43
- [31] Cheng E Y, Kao C H, Chiu C S. Insecticide resistance study in *Plutella xylostella* L. X.: IGR resistance and the possible management strategy. J. Agric. Res. China. 1990, 39: 208~220
- [32] 张宗炳. 抗药性的生理生化基础. 杀虫药剂的分子毒理学. 北京: 农业出版社, 1987. 253~269

Study on genetics of avermectins resistance and population fitness in *Plutella xylostella*

LI Teng-wu, GAO Xi-wu, ZHENG Bing-zong, LIANG Pei

(Department of Entomology, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract: The genetics of resistance to avermectins (AVMs) and the relative fitness between resistant and susceptible strains to AVMs in diamondback moth (DBM), *Plutella xylostella*, were investigated during 1997~1999. The methods of cross and back-cross between AVMs-selected resistance strain and isogenic susceptible strain were used for exploring the inheritance mode of resistance to AVMs in DBM. The results showed that the degree of dominance of F_{RS} and F_{SR} were -0.64 and -0.52 , respectively. It suggested that the resistance of DBM to AVMs was autosomal, incompletely recessive and probably polygenic confirmed by χ^2 test. The activities of acetylcholinesterase, carboxylesterase and glutathione S-transferases of F_1 hybrids were lower than that of resistance parental strain, and continuously declined in F_2 and BC. The resistant strain possessed 0.84 of fitness value relative to the isogenic susceptible strain.

Key words: *Plutella xylostella*; avermectins; resistance inheritance; population fitness